北京东灵山地区白桦种群生活史特征与空间分布格局

杨 慧 娄安如* 高益军 宋宏涛

(北京师范大学生命科学学院, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室 北京 100875)

摘 要 白桦(*Betula platyphylla*)群落是北京东灵山地区主要的群落类型之一。该文从生命表特征、年龄结构、存活曲线以及种群和不同龄期个体群空间分布格局 4 个方面, 研究了北京东灵山地区白桦种群的生活史动态特征与空间分布规律。研究结果表明: 北京东灵山地区白桦种群在其生长过程中, 当胸径达到 20 cm 左右时(即第 V 龄级时), 由于种内不同个体间为争夺空间与阳光, 将遭遇一次死亡高峰, 随后将进入一个平稳的生长期, 最后在第 VI 龄级之后, 死亡率再次逐渐升高。北京东灵山地区白桦种群属于衰退型种群; 白桦种群的存活曲线基本接近 I 型(曲线凸型), 虽幼苗存活率较低, 但整体上白桦种群对环境具有较强的适应能力; 在种间竞争较小的情况下, 白桦种群呈聚集分布, 而种间竞争激烈时种群分布趋于随机; 生物因素和环境因素是影响白桦种群空间分布格局的两个主要原因, 表现在不同的环境条件下, 白桦种群不同年龄级的个体群呈现出集群分布或随机分布, 处于不同发育阶段的个体群, 其空间分布格局是随时间变化的。

关键词 东灵山 白桦 种群结构和动态 空间分布格局

LIFE HISTORY CHARACTERISTICS AND SPATIAL DISTRIBUTION OF THE *BETULA PLATYPHYLLA* POPULATION IN THE DONGLING MOUNTAIN REGION, BEIJING, CHINA

YANG Hui, LOU An-Ru*, GAO Yi-Jun, and SONG Hong-Tao

College of Life Sciences, Beijing Normal University, Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Beijing 100875, China

Abstract **Aims** We studied life history characteristics and spatial distribution of the *Betula platyphylla* population in Dongling Mountain to explain: 1) population growth characteristics, and 2) how can biological and environmental factors affect population distribution and dynamics?

Methods *B. platyphylla* is distributed mainly on the eastern slope of Dongling Mountain peak, Nangou and Goushicao in Longmen National Forest Park. We sampled trees in 41 quadrats (10 m × 10 m), and, in each quadrat, we chose 2 grids (5 m × 5 m) for shrubs and 4 grids (1 m × 1 m) for grasses. The diameter at breast height (DBH) of each tree was recorded, and we divided them into nine DBH classes: DBH I, DBH < 2.5 cm; DBH II, 2.5 cm ≤ DBH < 7.5 cm; DBH III, 7.5 cm ≤ DBH < 12.5 cm, etc. We determined the life table, age structure and survivorship curve of the *B. platyphylla* population to analyze population structure and dynamics. We divided trees into three groups based on the nine classes of DBH in order to analyze spatial patterns for different age classes: young trees, DBH I – II; adult trees, DBH III – V; and old trees, DBH VI – IX.

Important findings There is a peak of mortality at a DBH of about 20 cm (DBH V) caused by intraspecific competition for space and light resource. The population is in a stable growth period at DBH VI, after which mortality increases gradually. The age structure of the population indicates a declining population, suggesting that *B. platyphylla* is replaced by other species in succession. The survivorship curve of *B. platyphylla* population generally matches a Deevey Type I, although seedlings are rare and have a low survival rate due to high crown density. The spatial distribution patterns of the population differ among plots and growth periods. The distribution pattern tends to be clumped on the eastern slope of Dongling Mountain peak where interspecific competition is not intense, but tends to be random in Nangou and Goushicao where interspecific competition is

收稿日期: 2006-01-05 接受日期: 2006-05-11
基金项目: 博士学科点专项基金(20050027024)和北京师范大学青年基金
在野外调查时, 得到了北京师范大学生命科学学院 2003 级部分本科生的帮助, 在此表示诚挚的感谢
* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: louanru@bnu.edu.cn

intense. The spatial distribution in different growth periods is clumped or random. Clustering is more pronounced for adult trees than old trees as a result of biological and environmental factors. Populations tend to clump when interspecific competition is not severe in a wet, cold, sunny habitat in Dongling Mountain. Intraspecific competition also affects the clustering intensity of different growth periods.

Key words Dongling Mountain, *Betula platyphylla*, population structure, population dynamics, spatial distribution

种群结构是植物种群生态学的重要研究内容,它能反映种群空间上的变动规律,从而体现种群动态及其群落的演替趋势,对阐明生态系统的发展、群落结构的特征和发展趋势有重要的研究意义,因此,种群结构及其动态变化规律一直是植物生态学的研究热点之一。通过对天然次生林优势种群生活史的长期研究,可以从时间上分析种群演替动态规律(Masaki *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2000)。此外,通过研究群落内优势种的结构和空间分布,分析种群种内和种间竞争来揭示种群生活对策和动态机制是进行种群短期研究的重要手段(Borchsenius, 2004; Miyadokoro *et al.*, 2003; Schnitzler & Closset 2003)。

东灵山是北京的最高峰,有典型的暖温带落叶阔叶林的分布。以中国科学院植物所为主对东灵山地区植物群落的物种多样性(高贤明等, 1998; 刘灿然等, 1999)、群落组成特征(娄安如, 2004)、群落动态(桑卫国等, 2000)、群落分布与环境之间的相互关系(刘世梁等, 2003)以及景观格局评价(马克明和傅伯杰, 2000)等方面进行了大量的研究,使人们对东灵山地区的植被有了较为全面的了解;此外,在种群生态学方面也进行了大量的研究,如当地主要的优势种群辽东栎(*Quercus liaotungensis*)的种群结构和动态变化规律(王巍等, 1999; 高贤明等, 2001; 吴晓莆等, 2002; 侯继华等, 2004)、种群分布格局(吴晓莆等, 2002)、叶群体(孙书存和陈灵芝, 1998, 2001)、种子库(孙书存和陈灵芝, 2000)、幼苗建立(王巍等, 2000; 高贤明等, 2003)等。然而对于北京东灵山地区大面积分布的白桦(*Betula platyphylla*)群落,至今却未进行系统的研究。

白桦为多年生落叶乔木,属桦木科,是分布于北京东灵山地区的优势树种之一,也是东灵山国家森林公园景区主要天然观赏树种之一。该群落主要分布在东灵山地区海拔 1 300 ~ 1 900 m 之间的山地区域。白桦种群在北京东灵山地区的生长状况和动态如何?生物因素(如种间与种内竞争等)和环境因素如何影响白桦种群的空间分布?本研究通过对白桦种群生活史特征、年龄结构、种群空间分布格局等方面的研究,探讨东灵山地区白桦种群分布和动态规

律及其影响机制,使人们能够对这一植物群落类型有一个初步认识,为更好地保育白桦群落与北京西部山地生态环境提供一定的理论依据。

1 研究区域的自然概况

研究区域位于北京西南部门头沟区,属太行山系,小五台山的余脉。地理位置为 39°48' ~ 40°00' N, 115°24' ~ 115°36' E。属暖温带大陆性季风气候,因此春季干旱夏季多雨是此地区气候的典型特征之一,年平均气温 11 °C, 1 月平均气温为 -5.7 °C, 7 月平均气温 25.1 °C, 年降水量约 638.8 mm, 多集中于夏季,无霜期约为 160 d。地带性土壤属于褐色土地带,主要土壤类型有褐土、棕壤和亚高山草甸土。土壤肥沃,一般为酸性,土壤层厚度通常在 30 cm 以上,呈褐色(马克平等, 1995; 娄安如, 2004)。

东灵山地区的地带性植被为落叶阔叶林,落叶阔叶林在东灵山地区主要分布在海拔约 900 ~ 1 900 m 的垂直宽度内。在这一植被垂直带中,天然的次生林主要以蒙古栎(*Q. mongolica*)林、辽东栎林、白桦林、棘皮桦(*B. dahurica*)林以及分布在沟谷中的胡桃楸(*Juglans mandshurica*)林、青杨(*Populus cathayana*)林和辽杨(*P. maximowiczii*)林等为主(娄安如, 2004)。在海拔 1 600 m 以上,森林主要分布在阴坡,阳坡主要为亚高山草甸,形成森林与草甸复合景观。然而在东灵山海拔 1 900 m 以上的某些局部的阴坡地段,落叶阔叶林可以一直分布到海拔 2 000 m 左右,这是因为局部地段的小气候能够满足这些乔木的生长。这些地段的森林主要以糙皮桦(*B. utilis*)为优势种,其次还伴生有白桦和棘皮桦。

白桦群落在东灵山地区主要集中分布在两个区域:其一是在东灵山东主峰东坡,由于局部地形的影响,从海拔 1 500 m 以上,白桦群落开始大面积分布,有许多地方甚至是白桦纯林,到海拔 1 900 m 以后开始稀疏,白桦树散布在以糙皮桦为优势种的森林中;其二是分布在龙门国家森林公园中的南沟与狗食槽内,从海拔 1 250 m 左右开始零星出现至海拔 1 400 ~ 1 500 m 之间大面积集中分布。在以白桦为优势种的群落中常伴生有棘皮桦、辽东栎、山杨

(*P. davidiana*) 五角枫(*Acer mono*)等树种。

2 研究方法 with 数据处理

2.1 取样方法

通过实地踏查发现 ,白桦林群落在东灵山地区主要集中在分布在两个区域 ,即东灵山主峰东坡和龙门国家森林公园中的南沟与狗食槽内 ,因此在这两个区域中设 3 个样地进行研究。将东灵山主峰东坡作为 1 号样地 ,南沟作为 2 号样地 ,狗食槽作为 3 号样地。在每个样地内 ,选择白桦种群典型分布的区域 ,尽可能随机取样 ,海拔调查范围为 1 300 ~ 1 900 m ,每个样方大小为 10 m × 10 m。在每个 10 m × 10 m 乔木样方内做 2 个 5 m × 5 m 灌木样方和 4 个 1 m × 1 m 的草本样方。3 个样地共计 41 个乔木植物群落样方(3 个样地样方数目分别为 20、13 和 8 个)。在每个样方中 ,进行群落学特征的记录 ,如乔木层的郁闭度、每木树高、胸径、冠幅及生长状况 ,灌木和草本层的高度、盖度 ,以及样方所在地的海拔、坡向、坡度、坡位等环境因子。种群空间分布格局采用样方法 ,以样地为单位 ,对样方内的白桦个体进行逐木统计。

2.2 数据处理

2.2.1 生命表的编制

由于实际测得树木的年龄比较困难 ,所以本文以树木的胸径大小作为度量树木年龄大小的指标。正常气候条件下 ,胸径愈粗 ,其树龄就愈大 ,反之亦然。根据在东灵山地区调查所得到的数据 ,将胸径在 2.5 cm 以下的白桦幼苗定为 DBH I 级 ,其后以 5 cm 为步长增加一级 ,即 $2.5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 7.5\text{ cm}$,作为 II 级 ,依次类推。总共将东灵山地区的白桦种群的年龄结构划分为了 9 个径级(表 1)。统计各个龄

级内的白桦株数 ,按照静态生命表的编制方法 ,按各样地的不同分别编制白桦种群的静态生命表(表 2 ~ 4)。

生命表包括如下参数(于大炮等 ,2004 ;孙儒泳等 ,2002):

- x 为径级 ,在静态生命表中代替年龄等级 ;
- N_x 为在 x 径级内出现的白桦个体数 ;
- L_x 表示存活数标准化 , $L_x = (N_x + N_{x+1})/2$;
- $\lg L_x$ 为 L_x 取以 10 为底的对数 ;
- D_x 为从 x 到 $x + 1$ 的死亡数 , $D_x = N_x - N_{x+1}$;
- Q_x 为从 x 到 $x + 1$ 的死亡率 , $Q_x = D_x / N_x$;
- T 为从 x 径级起超过 x 径级的存活个体总数 , $T = \sum L_x$;
- E_x 为生命期望 ,表示第 x 期的个体在未来所能存活的平均年数 , $E_x = T_x / N_x$ 。

2.2.2 年龄结构图与存活曲线的绘制

以调查数据的个体数为纵坐标 ,径级为横坐标 ,绘制白桦种群的年龄结构柱状图。以各生命表中的径级为横坐标 ,以 $\lg L_x$ 为纵坐标绘制白桦种群的存活曲线。

2.2.3 种群空间分布格局分析

2.2.3.1 空间分布格局及动态分析

由于乔木的生命期比较长 ,同一种群不同龄期的个体其分布格局不一定相同 ,并会随时间变化呈现一定的变化规律 ,而在环境因素的作用下 ,会加强或破坏这种动态变化规律(于大炮等 ,2004 ;Molles , 2001)。因此 ,本文在检验白桦种群整体空间分布格局的同时 ,也分析了其不同发育阶段的格局类型。依据已经分类好的白桦种群的胸径径级 ,按其生活史周期分为 3 个阶段 :幼龄期 ,DBH I ~ II 级 ;中龄期 ,DBH III ~ V 级 ;成年期 ,DBH VI ~ IX 级。在 3 个

表 1 北京东灵山地区白桦种群静态生命表
Table 1 Life table of *Betula platyphylla* population in Dongling Mountain in Beijing

径级 x DBH class	存活数 N_x Number of survival	存活数标准化 L_x Standard survival	$\lg L_x$	死亡数 D_x Standard death at interval	死亡率 Q_x Mortality	从第 x 径级起超过 x 径级的有活个体总数 T	生命期望 E_x Expecting life
I	5	29.5	1.470	—	—	466.5	93.300
II	54	82.5	1.916	—	—	437.0	8.093
III	111	122.5	2.088	—	—	354.5	3.194
IV	134	115.5	2.063	37	0.276	232.0	1.731
V	97	67.0	1.826	60	0.619	116.5	1.201
VI	37	29.5	1.470	15	0.405	49.5	1.338
VII	22	14.5	1.161	15	0.682	20.0	0.909
VIII	7	4.5	0.653	5	0.714	5.5	0.786
IX	2	1.0	0.000	2	1.000	1.0	0.500

T : Total survival individuals from x DBH class to above $x + 1$ DBH class

表 2 东灵山主峰东坡样地白桦种群静态生命表(样地 1)
Table 2 Life table of *Betula platyphylla* population in the eastern slope of Dongling Mountain peak (plot 1)

径级 x <i>DBH</i> class	存活数 N_x Number of survival	存活数标准化 L_x Standard survival	$\lg L_x$	死亡数 D_x Standard death at interval	死亡率 Q_x Mortality	从第 x 径级起超过 x 径 级的有活个体总数 T	生命期望 E_x Expecting life
I	3	17.0	1.230			275.5	91.833
II	31	48.5	1.686	—	—	258.5	8.339
III	66	79.0	1.898	—	—	210.0	3.182
IV	92	74.0	1.869	36	0.391	131.0	1.424
V	56	36.0	1.556	40	0.714	57.0	1.018
VI	16	12.0	1.079	8	0.500	21.0	1.313
VII	8	6.0	0.778	4	0.500	9.0	1.125
VIII	4	2.5	0.398	3	0.750	3.0	0.750
IX	1	0.5	−0.301	1	1.000	0.5	0.500

T : Total survival individuals from x *DBH* class to above $x + 1$ *DBH* class

表 3 南沟样地白桦种群静态生命表(样地 2)
Table 3 Life table of *Betula platyphylla* population in Nangou (plot 2)

径级 X <i>DBH</i>	存活数 N_x Number of survival	存活数标准化 L_x Standard survival	$\lg L_x$	死亡数 D_x Standard death at interval	死亡率 Q_x Mortality	从第 x 径级起超过 x 径 级的有活个体总数 T	生命期望 E_x Expecting life
I	1	4.0	0.602	—	—	91.0	91.000
II	7	13.5	1.130	—	—	87.5	12.500
III	20	20.5	1.312	—	—	74.0	3.700
IV	21	22.0	1.342	—	—	53.5	2.548
V	23	17.5	1.243	11	0.478	31.5	1.370
VI	12	9.0	0.954	6	0.500	14.0	1.167
VII	6	4.0	0.602	4	0.667	5.0	0.833
VIII	2	1.0	0	2	1	1.0	0.500
IX	0	0		0	—	0	—

T : Total survival individuals from x *DBH* class to above $x + 1$ *DBH* class

表 4 狗食槽样地白桦种群静态生命表(样地 3)
Table 4 Life table of *Betula platyphylla* population in Goushicao (plot 3)

径级 X <i>DBH</i>	存活数 N_x Number of survival	存活数标准化 L_x Standard survival	$\lg L_x$	死亡数 D_x Standard death at interval	死亡率 Q_x Mortality	从第 x 径级起超过 x 径 级的有活个体总数 T	生命期望 E_x Expecting life
I	1	8.5	0.929			99.5	99.500
II	16	20.5	1.312	—	—	91.0	5.688
III	25	23.0	1.362	4	0.160	70.5	2.820
IV	21	19.5	1.290	3	0.143	47.5	2.262
V	18	13.5	1.130	9	0.500	28.0	1.556
VI	9	8.5	0.929	1	0.111	14.5	1.611
VII	8	4.5	0.653	7	0.875	6.0	0.750
VIII	1	1.0	0	0	0	1.5	1.500
IX	1	0.5	−0.301	1	1.000	0.5	0.500

T : Total survival individuals from x *DBH* class to above $x + 1$ *DBH* class

样地内 ,统计每个样方中各龄期白桦株数 ,分别对白桦种群的这 3 个龄期 ,进行空间分布格局类型的检验。此外 ,还统计每个样方中所有伴生乔木种的总株数 ,进行伴生种空间分布格局类型的检验。

种群的空间分布格局检验方法有很多(张金屯 , 2004) ,本文采用 Morisita 指数(I_{δ})来检验东灵山地区 3 个样地内白桦种群不同径级下各自的空间分布

情况。Morisita 指数计算公式为：

$$I_{\delta} = q \frac{\sum n(n - 1)}{N(N - 1)}$$

其中 , q 为样地内的总样方数 , n 为各样方中观测到的个体数 , N 为样地内所有样方中观测的个体总数。 $I_{\delta} < 1$ 为均匀分布 ; $I_{\delta} = 1$ 为随机分布 ; $I_{\delta} > 1$ 为集群分布 ,分布类型结论通过 F 检验来判定 , $F =$

[$I_{\delta}(N-1)+q-N$]($q-1$),显著性水准值由 F 表中查得,分子自由度为 $q-1$,分母自由度为 ∞ 。

2.2.3.2 环境与种群分布的相关分析

为判断环境因子与东灵山地区白桦种群分布之间的关系,将海拔、坡向、坡度、坡位 4 种环境因子作为因变量,分别与每个样方内白桦个体数量进行相关分析。相关系数 r 的计算公式为: $r = L_{xy} / \sqrt{L_{xx}L_{yy}}$,并对 r 的可信度进行 t 检验(Rosner 2004)。求算时,海拔用实测数据,坡向、坡度和坡位按如下指标进行分级:

按光照条件由弱到强的梯度,用数字将 8 个方位坡向分为 8 级(邱扬和张金屯 2000):以正东方向为起点(作为 0°),沿顺时针方向旋转,1 表示北坡($247.5^{\circ} \sim 292.5^{\circ}$) 2 表示东北坡($292.5^{\circ} \sim 317.5^{\circ}$) 3 表示西北坡($202.5^{\circ} \sim 247.5^{\circ}$) 4 表示东坡($317.5^{\circ} \sim 22.5^{\circ}$) 5 表示西坡($157.5^{\circ} \sim 202.5^{\circ}$) 6 表示东南坡($22.5^{\circ} \sim 67.5^{\circ}$) 7 表示西南坡($112.5^{\circ} \sim 157.5^{\circ}$) 8 表示南坡($67.5^{\circ} \sim 112.5^{\circ}$)。按所测坡度上下限,均分为 6 级:1 级为 $11^{\circ} \sim 15^{\circ}$,每 5° 增加 1 级,6 级为 $36^{\circ} \sim 40^{\circ}$;上坡位定为 1 级,中坡位为 2 级,下坡位为 3 级。

3 结果与分析

3.1 白桦种群生命表特征分析

静态生命表是在同一时间(或某个调查期)内,用收集到的样地内某一种群所有个体的年龄数据(如胸径数据)编制而成的生命表。它反映多个世代重叠的年龄动态历程中的一个特定时间,并不是对同生群的全部生活史追踪(吴承祯等 2000)。因为数据源自天然次生林种群,并且静态生命表是以时间推空间,以横向导纵向,故在生命表的编制中,会出现死亡率为负的现象,这虽与生命表的数学假设相违背,但仍能作为重要的生态学依据反应种群的发展和衰落(毕晓丽等 2001)。

北京东灵山地区白桦种群静态生命表见表 1。从表 1 中可看出,白桦种群的死亡率随径级的增加大致为上升趋势,这说明在以白桦为优势种的群落或白桦纯林群落中,物种生物学因素是影响白桦种群生存力最主要的原因。实地踏查发现,东灵山地区白桦次生林,几乎没有胸径超过 42.5 cm 的白桦,这在一定程度上说明,样地内白桦种群胸径越接近第 IX 径级,就表示越接近其实际寿命。所以,对于白桦种群来说,种群越年轻,生长力越旺盛,能有利地利用群落内的空间和土壤条件,死亡率较低,反之越接近其实际寿命,利用土壤养分、水分、光照等条件

生长的能力下降,死亡率较高。而在第 V 径级死亡率出现一个高峰,与实际调查中发现个别样方中存在胸径在 20 cm 左右死亡个体的现象相符。这是由于此径级的白桦个体已进入林冠层(表 5),大量的白桦个体都集中在同一林冠层内,由于同一水平空间有限,造成种群内较大的种内竞争,为了争夺空间与阳光,产生自疏现象,因此死亡率升高。这说明白桦纯林群落在其生长过程中,当胸径达到 20 cm 左右时,由于种内不同个体间为争夺空间与阳光,将遭遇一次死亡高峰,随后进入一个平稳的生长期,随着龄级的增长而死亡率逐渐升高,直至其衰老死亡。

从表 1 中生命期望一栏可以看出,北京东灵山地区白桦林种群,年轻的种群平均生存余年最长,即平均生存能力强,随径级的增加,生命期望值基本上呈递减趋势,这种趋势符合种群的生物学特征,体现了生命力下降的趋势。而在第 VI 径级,生命期望值增高,自第 VII 径级开始生命期望值又逐渐降低。这说明,在第 V 径级经历了自疏作用后,此阶段种群处于稳定发展期,且生命力仍相对旺盛,因此,具有较高的生命期望值。这一阶段白桦种群的生存能力较强。这也充分反映了白桦种群生命期望值的变化规律与其死亡率之间的变化规律是有着密切地相互关系,并且客观存在的。

编制的各样地白桦生命表(表 2~4)与表 1 对比可看出,东灵山主峰东坡样地和狗食槽样地生命表特征基本能反映白桦种群结构在东灵山地区的典型特征。而南沟样地中,死亡率从第 V 径级开始逐渐递增,未表现出此径级白桦种群个体间强烈的自疏现象,这与白桦种群在各样地分布格局差异相关。

3.2 白桦种群年龄结构分析

图 1 的 a~d 分别是整个北京东灵山地区、东灵山主峰东坡以及龙门国家森林公园中的南沟、狗食槽白桦种群的年龄结构图。由图 1a 可以看出,整个北京东灵山地区,白桦种群胸径在 7.5 cm 以下的幼树(I、II 级)较少,个体数仅为 59 株,占白桦样本数量的 12.6% ;以胸径为 $7.5 \sim 22.5\text{ cm}$ (II、III、IV 级)的中龄树最多,个体数共为 342 株,占白桦样本数量的 72.9% ;V 级以上的成年树总数为 68 株,占总样本数量的 14.5% 。图 b~d 反映的也是这种变化趋势。因此,纵观北京东灵山地区白桦林种群的年龄结构,无论生长地在东灵山的什么地方都呈现的是中龄树比例最大,幼树和成龄树比例次之的规律。从这一特征来看,北京东灵山地区白桦种群属于衰退型种群,在当地群落演替过程中,只是一个过渡阶

段,在长期的群落演替中,将会被其它更新力较强的伴生种所取代。

3.3 白桦种群存活曲线特征

存活曲线能反映生物种群存活率或死亡率随年龄的变化情况,从而能作为种群动态的重要特征之一(于大炮等,2004)。图2显示的是整个北京东灵山地区、东灵山主峰东坡以及龙门国家森林公园中的南沟、狗食槽白桦种群的存活曲线。

从图2中可以看出,东灵山地区3个生长地的白桦种群的存活曲线都基本接近Deevey I型。以这3个地区的数据为基础绘制的整个北京东灵山地区的存活曲线也接近I型,即曲线凸型。胸径小于2.5 cm的白桦幼苗,存活率较低,幼树存活率有所升高,中龄期种群存活率最高,而后存活率开始下降,至老龄期死亡率达到最大。其原因在于:白桦群落在东

灵山地区基本上以白桦纯林,或以白桦为主要优势种的混生林,林冠大,林窗小(图3),而第I径级的白桦幼苗树高均不足2 m(表5),位于林下,接受不到充足的光照,此外,林下草本植物与灌木丰富,与白桦幼苗共同竞争土壤水分及营养物质,从而影响了幼苗的存活,进入第II径级的幼树平均树高增至5.2 m,树冠高于灌木层,更接近林冠层,光照资源相对增大,存活率增高;进入中龄期后,白桦个体生长迅速,其树冠进入种群的林冠层,竞争力很强,因而存活率最高,随后由于种群间与种群内为争夺空间与阳光而发生竞争,产生自疏与它疏作用,使种群的存活率开始下降。因此,整体来说,除新生幼苗外,北京东灵山地区白桦种群对环境具有较强的适应能力。

3.4 种群空间分布格局分析

图1 各样地白桦种群的年龄结构
Fig.1 The age structure of *Betula platyphylla* population in different plots
a. 东灵山地区白桦种群年龄结构 The total populations in Dongling Mountain b. 东灵山主峰东坡(样地1)白桦种群年龄结构 The population of *B. platyphylla* in Plot 1 c. 南沟地区(样地2)白桦种群年龄结构 The population of *B. platyphylla* in Plot 2 d. 狗食槽地区(样地3)白桦种群年龄结构 The population of *B. platyphylla* in Plot 3

3.4.1 空间分布格局及动态分析

由表6看出,白桦种群整体在东灵山东坡样地为集群分布,而在另两个样地则均为随机分布。这说明东灵山东坡白桦种群聚集程度比龙门国家森林公园地区的白桦种群大,因为主峰东坡地区生态环境比较均匀,白桦林群落组成比较单一,几乎为白桦纯林,合适的生境下聚集程度较高,而南沟和狗食槽地区白桦林群落伴生树种丰富,林下灌木层丰富,种

间竞争激烈而使得白桦种群聚集程度不强。

针对白桦种群不同发育阶段,由表7可看出:在东灵山地区3个不同的地段,白桦种群不同年龄级的个体群呈现集群分布或随机分布。幼龄期白桦种群在龙门国家森林公园内的两个样地中表现为随机分布,在东灵山主峰东坡地区为集群分布;中龄期白桦种群除在狗食槽样地为随机分布外,其它两个样地为集群分布,而成年期个体群均为随机分布。

表 5 白桦种群各径级平均树高
Table 5 Average height of *Betula platyphylla* population in each DBH class

径级 DBH class	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
平均树高 Average height (m)	1.1	5.2	9.2	12.1	13.2	13.8	14.2	13.7	14.0

图 2 白桦种群及各样地白桦的存活曲线
Fig.2 Survival curve of *Betula platyphylla* population in different plots

图 3 白桦群落各样方郁闭度
Fig.3 Crown density of *Betula platyphylla* community

东灵山主峰东坡白桦群落中处于 I ~ V 这 4 个年龄级的个体群都属于集群分布 ,而成年期第 VI 年龄级以上的个体群呈现随机分布。其原因在于 :在林下少灌木 种间竞争较弱的情况下 ,白桦幼龄期和中龄期的个体群只要能在林窗中占据很好的空间 ,故能生长良好。当白桦达到 V 年龄级时发生种内竞争 ,自疏现象使得生长较弱的个体死亡 ,聚集程度下降 ,从而使得成年期个体群呈现出随机分布。这充分说明 ,在种间竞争较小时 ,白桦种群的空间分布随径级的变化 ,受其生物学因素的影响 ,越接近实际寿命 ,呈现集群分布向随机分布的过渡。

位于龙门国家森林公园内的南沟与狗食槽两个沟谷坡面上的白桦群落 ,由表 7 可看出 ,其幼龄期

I ~ II 均为随机分布 ,原因是这两个样地的白桦群落中 ,林下灌木层种类丰富、数量较多 ,故种间竞争激烈 ,使得白桦幼树聚集程度不如东灵山主峰东坡地区 ,呈现随机分布。成长为中龄期 III ~ V 的个体 ,南沟仍为随机分布 ,而狗食槽为集群分布 ,原因是 :作为群落中的优势群体 ,正处于旺盛生长期的白桦 ,树高都几乎达到了林冠层 ,它们占据空间优势后 ,能充分利用资源生长 ,因此两个样地此龄期白桦的聚集程度均能有所增加 ,尤其是在海拔 1 400 ~ 1 500 m 之间 ,个体数较多 ,但南沟地区乔木层伴生树种分布格局为随机分布(表 6) ,狗食槽地区却为集群分布 ,故在乔木层种间竞争较大的生境下 ,白桦中龄期种群能在伴生树种较少、竞争较弱的地方呈现集群分布。到成年期的个体群 ,由于群落中种群的自疏和它疏作用 ,彼此间为资源和空间而发生竞争 ,因此狗食槽地区个体群表现为随机分布。结合南沟样地生命表的死亡率特征来看 ,白桦种群各阶段的空间分布格局在南沟都呈随机分布 ,表现了个体间较弱的相互作用 ,因此 ,在同等的种间竞争和环境压力下 ,个体自身的生理状态影响其存活能力 ,从而在生命表中反映出死亡率随径级的增高而递增的现象。

由上可知 ,北京东灵山地区白桦种群在种间竞争不强的地区呈集群分布 ,而种间竞争激烈的地区呈随机分布 ;处于不同发育阶段的个体群 ,其空间分布格局是随时间变化的 ,呈现出集群分布或随机分布。这说明在不同群落环境下 ,种内与种间关系会直接影响白桦种群整体及各阶段的分布格局。

3.4.2 环境与种群分布的相关分析

4 个环境因子变量和样方内白桦分布密度的相关分析结果见表 8。由表 8 可看出 ,白桦种群的分布多度与海拔和坡向成显著正相关(通过了可信度为 0.05 显著水平的检验) 。这说明 ,白桦种群较适宜海拔高及向阳坡的生境。海拔越高温度越低且湿度越大 ,白桦种群对此生境的选择说明其具有喜湿冷的生活特性 ;白桦分布对光照条件较强的坡向的选择说明 ,白桦种群具有喜光性 ,但阳坡光照过强导致水分散失剧烈 ,影响其对生境湿度的需求 ,故样地调查中也常见阴坡和半阴坡的白桦分布 ,而未见西南和正南坡有白桦分布。因此 ,白桦种群分布的聚

集程度,主要受温度、湿度及光照的综合影响,湿冷向阳的区域是种群生存的适宜环境。

综上所述,白桦种群在不同样地表现的分布特征是环境因子和生物因素综合作用的结果。从整体

上看,在湿冷向阳的环境中,当群落中种间竞争较弱时,白桦种群的聚集程度较高;而在不同发育阶段,白桦种群的空间分布格局动态变化,受种内竞争的影响。

表 6 北京东灵山地区白桦种群及其伴生树种的空间分布格局
Table 6 Spatial pattern of *Betula platyphylla* population and its accompanied species

样地 Plot	东灵山主峰东坡 Plot 1		南沟 Plot 2		狗食槽 Plot 3	
树种 Species	白桦 <i>Betula plcotyphylla</i>	伴生种 Accompanied species	白桦 <i>Betula plcotyphylla</i>	伴生种 Accompanied species	白桦 <i>Betula plcotyphylla</i>	伴生种 Accompanied species
重要值 Important value	79.0	21.0	52.5	47.5	55.1	44.9
Morisita 指数 Morisita index I_{δ}	1.197	0.615	1.066	0.718	1.058	1.155
F	3.827	-0.419	1.548	-1.726	1.732	2.618*
分布类型 Spatial pattern	集群 Cluster	随机 Random	随机 Random	随机 Random	随机 Random	集群 Cluster

* : $p < 0.05$

表 7 北京东灵山地区白桦种群不同发育阶段的空间分布格局
Table 7 Analysis of spatial patterns of different growth periods in *Betula platyphylla* population

样地 Plot	东灵山主峰东坡 Plot 1			南沟 Plot 2			狗食槽 Plot 3		
龄期 Age class	幼龄 Young trees	中龄 Adult trees	成年 Old trees	幼龄 Young trees	中龄 Adult trees	成年 Old trees	幼龄 Young trees	中龄 Adult trees	成年 Old trees
Morisita 指数 Morisita index I_{δ}	2.065	1.262	1.281	1.238	1.072	1.130	1.200	1.148	1.267
F	2.681***	3.936***	1.414	1.119	1.423	1.234	1.429	2.183*	1.571
分布类型 Spatial pattern	集群 Cluster	集群 Cluster	随机 Random	随机 Random	随机 Random	随机 Random	随机 Random	集群 Cluster	随机 Random

*** : $p < 0.001$ ** : $p < 0.01$ * : $p < 0.05$

表 8 白桦种群的个体数量与其环境因子之间的相关分析
Table 8 Correlation analysis between individual numbers of *Betula platyphylla* population and its environmental factors

	海拔 Altitude	坡向 Slope direction	坡度 Slope gradient	坡位 Slope position
相关系数 Correlation coefficient (R^2)	0.358 1*	0.334 0*	-0.172 1	0.147 4
双尾检验概率 2-tailed Sig.	0.021	0.033	0.282	0.358

* : $p < 0.05$

4 结论与讨论

白桦群落是北京东灵山地区主要的自然群落类型之一。集中分布在海拔约 1 300 m 以上的龙门国家森林公园南沟与狗食槽中,以及海拔 1 500~2 000 m 之间的东灵山主峰东坡。本文从生命表特征、年龄结构、存活曲线以及不同龄级个体群空间分布格局 4 个方面,对北京东灵山地区白桦种群的生活史动态特征与空间分布格局进行了较为细致的研究,得到了以下结论:

北京东灵山地区白桦种群在其生长过程中,白

桦种群的新生幼苗由于林内郁闭度高,个体数甚少,存活率较低,一旦进入幼树期,死亡率降低,当胸径达到第Ⅴ径级时,由于种内不同个体间为争夺空间与阳光,将遭遇一次死亡高峰,随后死亡率又下降,种群进入一个平稳发展期。从第Ⅶ径级开始,白桦种群的死亡率又逐渐增加,直至其衰老死亡。

白桦种群的年龄结构图呈现纺锤型,说明北京东灵山地区白桦种群属于衰退型种群,在当地群落演替过程中,只是一个过渡阶段,随着时间的推移,将会被其它更新力较强的伴生种所取代。

北京东灵山地区白桦种群的存活曲线接近于Ⅰ

型,即曲线凸型。也就是说,整体来看,除白桦幼苗由于阳光的生存压力而存活率低,但白桦种群幼树存活率较高,中龄期种群存活率最高,随后存活率开始下降,至老龄期死亡率达到最大。

北京东灵山地区白桦种群的空间分布格局是因生境的不同和发育阶段的不同变化的。环境因素和生物因素是影响其空间分布格局的两个主要原因。

从上述结论中可以看出,北京东灵山地区白桦种群的生活史特征与空间分布格局具有较为明显的特性。

当白桦种群胸径达到第Ⅴ径级时,由于种内不同个体间为争夺空间与阳光,将遭遇一次死亡高峰。这一现象,可能对进一步认识北京东灵山地区白桦种群的生活史特性方面具有一定的意义。

北京东灵山地区白桦种群属于衰退型种群,南沟和狗食槽地区伴生乔木比东灵山主峰东坡地区丰富,种间竞争较为激烈,若该区存在更新力较强的伴生种,白桦种群可能将更快退出主林层。

在实际调查中发现,东灵山地区不同地段白桦种群中幼苗数量非常稀少,从群落演替的角度看,这与目前看到的大量的中龄期的白桦个体现象不相吻合,是什么原因导致这种现象的发生呢?通过实地对林场职工及当地年纪较大的居民访问,东灵山地区白桦林没有受到人为破坏,都为天然次生林。因此,在当地未受到火灾、采伐等干扰的情况下,我们认为幼苗数量少的原因可能是:首先,白桦种群出苗率很低,导致新生幼苗数量少;其次,幼苗在林内郁闭度较高的乔木群落下,受光照等环境因子以及种间竞争的影响,死亡率较高。然而,幼苗的数量虽不多,但一旦由幼苗长为幼树,其存活率就有所增强,且幼苗成长为幼树的生长速度很快(表2),其高度由幼苗的平均1.1 m到幼树阶段已达到平均5.2 m,进入第Ⅲ龄级时高度达到平均9.2 m。由此可看出,尽管白桦种群在东灵山地区林下更新少,但幼苗快速的生长速度和长成为幼树后较高的存活率,能够导致多年的累积后中龄期的个体(第Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ龄级)数量最多。因此在更新率低的情况下,幼苗较高的生长率及成林较长的寿命和丰富的个体数量能够维持种群的长期稳定性(高贤明等,2001; Miyadokoro *et al.*, 2003; 侯继华等,2004)。调查中还发现白桦死亡个体胸径在20 cm以上的数目较多,在同一林冠层内,白桦个体为争夺空间,而导致激烈的种内竞争产生自疏作用,是导致成年期白桦个体数量减少的原因之一。此外,风力等自然干扰对林冠层白桦

的损伤,也可能是导致成年期个体死亡的原因。从整体来看,在白桦优势群落内,白桦种群能以幼苗的高生长率以及成体较强存活率在群落中保持稳定的优势,表现出对环境较强的适应能力。这也是白桦种群在北京东灵山地区长期稳定存在并成为高海拔处优势群落的原因。只是若群落中存在其它优势伴生乔木且林下更新率较高时,较低的更新率将可能导致白桦种群在群落演替中逐渐退出主林层。对于大多数的植物种群来说,它们的存活曲线一般都接近Ⅲ型,即幼体死亡率很高。北京东灵山地区白桦种群虽幼苗死亡率较高,但其存活曲线却接近Ⅰ型。这说明北京东灵山地区海拔较高的区域,环境条件十分适宜白桦种群的生长。优越的自然条件导致白桦种群在其生长的一生中,将其能量投入在增加其后代竞争能力方面,而不是投入在繁殖方面。

种群的空间分布是指组成种群的个体在其生活空间中的位置状态或布局。通常可以分为随机分布、集群分布和均匀分布3种类型。种群的数量和密度及其发育状况,决定了群体的结构和特性,而种群的密度和空间分布格局,又是影响群体发展的主要因素。因此对于种群空间分布格局的研究,能从客观的数量基础上说明群落的演替动态过程。种群空间分布格局的研究,通常都是在一个群落中对不同种群在该群落中的空间分布情况进行统计,从而判断其在群落中的空间分布格局。本文对白桦种群空间分布格局的研究,不仅采取上述方式,同时将研究区域内的白桦种群按照其年龄结构分为不同的个体群,通过大量样方调查与数学分析,解释不同龄级的个体群随着时间的推移,它们在群落中空间分布格局的变化规律。从时间和空间上客观地反映了白桦种群结构的动态变化规律。

参 考 文 献

- Bi XL (毕晓丽), Hong W (洪伟), Wu CZ (吴承祯), Yan SJ (闫淑君) (2001). Life table analysis of *Castanopsis carlesii* population in Wuyishan. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 9, 243 – 247. (in Chinese with English abstract)
- Borchsenius F, Nielsen PK, Lawesson E (2004). Vegetation structure and diversity of an ancient temperate deciduous forest in SW Denmark. *Plant Ecology*, 175, 121 – 135.
- Diaz S, Mercado C, Alavrez-Cardenas S (2000). Structure and population dynamics of *Pinus lagunae* M.-F. Passini. *Forest Ecology and Management*, 134, 249 – 256.
- Gao XM (高贤明), Chen LZ (陈灵芝) (1998). Studies on the

- species diversity of *Quercus liaotungensis* communities in Beijing mountains. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 22, 23 – 32. (in Chinese with English abstract)
- Gao XM (高贤明), Du XJ (杜晓军), Wang ZL (王中磊) (2003). Comparison of seedling recruitment and establishment of *Quercus wutaishanica* in two habitats in Dongling Mountainous area, Beijing. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 404 – 411. (in Chinese with English abstract)
- Gao XM (高贤明), Wang W (王巍), Du XJ (杜晓军), Ma KP (马克平) (2001). Size structure, ecological significance and population origin of *Quercus wutaishanica* forest in Beijing Mountainous area. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 673 – 678. (in Chinese with English abstract)
- Hou JH (侯继华), Huang JH (黄建辉), Ma KP (马克平) (2004). Eleven-year population growth dynamic of major species in a *Quercus liaotungensis* forest in the Dongling Mountain of Beijing. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 609 – 615. (in Chinese with English abstract)
- Liu CR (刘灿然), Ma KP (马克平), Yu SL (于顺利), Wang W (王巍) (1999). Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China—the fitting and assessment of species-area curves. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 23, 490 – 500. (in Chinese with English abstract)
- Liu SL (刘世梁), Ma KM (马克明), Fu BJ (傅伯杰), Kang YX (康永祥), Zhang JY (张洁瑜), Zhang YX (张育新) (2003). The relationship between landform, soil characteristics and plant community structure in the Dongling Mountain region, Beijing. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 496 – 502. (in Chinese with English abstract)
- Lou AR (娄安如) (2004). A preliminary analysis of characteristics of plant communities and their floristic composition in Dongling Mountain of Beijing. *Journal of Beijing Normal University* (北京师范大学学报), 40, 507 – 512. (in Chinese with English abstract)
- Ma KM (马克明), Fu BJ (傅伯杰) (2000). Landscape pattern and fragmentation in Dongling Mountain region. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 320 – 326. (in Chinese with English abstract)
- Ma KP (马克平), Gao XM (高贤明), Yu SL (于顺利) (1995). On the characteristics of the flora of Dongling Mountain area and its relationships with a number of other mountainous floras in China. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 15, 505 – 515. (in Chinese with English abstract)
- Masaki T, Ota T, Sugita H, Oohara H, Otani T, Nagaike T, Nakamura S (2004). Structure and dynamics of tree populations within unsuccessful conifer plantations near the Shirakami Mountains, a snowy region of Japan. *Forest Ecology and Management*, 194, 389 – 401.
- Miyadokoro T, Nishimura N, Yamamoto S (2003). Population structure and spatial patterns of major trees in a subalpine old-growth coniferous forest, central Japan. *Forest Ecology and Management*, 182, 259 – 272.
- Molles MC (2001). *Ecology: Concepts and Applications*. McGraw-Hill Companies, Inc., New York, 169 – 172.
- Qiu Y (邱扬), Zhang JT (张金屯) (2000). The ordination axes clustering based on detrended canonical correspondence analysis ordination and its application to the analysis of the ecological gradients of plant communities. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 20, 199 – 206. (in Chinese with English abstract)
- Rosner B (Translated by Sun SG (孙尚拱)) (2004). *Fundamentals of Biostatistics* 5th edn (in America). Science Press, Beijing, 412 – 415, 432 – 437. (in Chinese)
- Sang WG (桑卫国), Chen LZ (陈灵芝), Wang XW (王喜武) (2000). Simulation modeling of deciduous broad-leaved forest at Donglingshan Mountain areas. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 180 – 185. (in Chinese with English abstract)
- Schnitzler A, Closset D (2003). Forest dynamics in unexploited birch (*Betula pendula*) stands in the Vosges (France): structure, architecture and light patterns. *Forest Ecology and Management*, 183, 205 – 220.
- Sun RY (孙儒泳), Li QF (李庆芬), Niu CJ (牛翠娟), Lou AR (娄安如) (2002). *Primary Ecology* (基础生态学). Higher Education Press, Beijing, 68 – 71. (in Chinese)
- Sun SC (孙书存), Chen LZ (陈灵芝) (1998). Leaf demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 22, 523 – 537. (in Chinese with English abstract)
- Sun SC (孙书存), Chen LZ (陈灵芝) (2000). Seed demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain region. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 76 – 82. (in Chinese with English abstract)
- Sun SC (孙书存), Chen LZ (陈灵芝) (2001). Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain region. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 76 – 82. (in Chinese with English abstract)
- Wang W (王巍), Li QK (李庆康), Ma KP (马克平), Yu SL (于顺利) (2000). Establishment and spatial distribution of *Quercus liaotungensis* Koidz. seedlings in Dongling Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 595 – 600. (in Chinese with English abstract)
- Wang W (王巍), Liu CR (刘灿然), Ma KP (马克平) (1999). Population structure and dynamics of *Quercus liaotungensis* in two

broad-leaved deciduous forests in Dongling Mountain, North China. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 42, 195 – 202. (in Chinese with English abstract)

Wu CZ (吴承祯), Hong W (洪伟), Xie JS (谢金寿) (2000). Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 11, 333 – 336. (in Chinese with English abstract)

Wu XP (吴晓莆), Zheng Y (郑豫), Ma KP (马克平) (2002). Population distribution and dynamics of *Quercus liaotungensis*, *Fraxinus rhynchophylla* and *Acer mono* in Dongling Mountain, Beijing. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 44, 212 – 223. (in Chinese with English abstract)

Yu DP (于大炮), Zhou L (周莉), Dong BL (董百丽), Dai LM (代力民), Wang QL (王庆礼) (2004). Structure and dynamics of *Betula ermanii* population on the northern slope of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 23(5), 30 – 34. (in Chinese with English abstract)

Zhang JT (张金屯) (2004). *Quantitative Ecology* (数量生态学). Science Press, Beijing, 245 – 251. (in Chinese)

责任编辑：马克平 责任编辑：刘丽娟